ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 34, 1, 2000

УДК 576.895.122 : 591.16

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕНЕРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА И ДИНАМИКА РАЗМНОЖЕНИЯ МАТЕРИНСКИХ СПОРОЦИСТ ТРЕМАТОД

© А. А. Добровольский, К. В. Галактионов, Г. Л. Атаев

Изучение особенностей организации герминального материала мирацидиев и динамики размножения материнских спороцист разных видов трематод позволило разделить их на три хорошо очерченные группы. К первой относятся виды, мирацидии которых обладают только дифференцированными (зрелыми) генеративными клетками и эмбрионами, находящимися на ранних стадиях дробления. В этом случае на паразитической фазе развития материнской спороцисты генеративная функция не реализуется. Соответственно к первой группе можно также отнести и те виды сосальщиков, для которых характерны так называемые педогенетические личинки. Вторую группу составляют виды, мирацидии которых наряду со зрелыми генеративными клетками и эмбрионами содержат еще и небольшое количество недифференцированных клеток, в силу чего паразитическая фаза развития материнской спороцисты приобретает ограниченную способность к размножению. И наконец, к третьей группе относятся виды, среди которых доминируют представители «высших» трематод, реализующие генеративную функцию почти исключительно на паразитической фазе развития материнской спороцисты. Представители более архаичных и древних семейств, напротив, составляют основу первых двух групп. Такое распределение не может быть случайным и, по-видимому, отражает ранние этапы становления партеногенетических поколений трематод.

Решение проблем происхождения трематод и становления в процессе эволюции их сложного жизненного цикла наталкивается на ряд объективных трудностей. Главная из них, пожалуй, сводится к явной недостаточности наших знаний о партеногенетических поколениях и в первую очередь о материнских спороцистах. В настоящее время подавляющее большинство исследователей, занимающихся трематодами, фактически полностью игнорируют это поколение жизненного цикла сосальщиков, ссылаясь на трудности его изучения. Это обстоятельство во многом предопределяет очень общий характер сведений о поколении материнской спороцисты, которыми располагает современная трематодология.

В самом общем виде онтогенез материнских спороцист включает несколько сменяющих друг друга этапов. I этап — эмбриональное развитие, протекающее внутри яйца. У одних видов этот процесс целиком осуществляется во внешней среде (сем. Echinostomatidae, отряд Strigeidida и др.), у других — в организме дефинитивного хозяина — позвоночного животного (сем. Schistosomatidae) или непосредственно в матке мариты (отряды Plagiorchiida, Heterophyida и др.).

Эмбрио- и морфогенез завершаются формированием мирацидия — расселительной личинки. У всех трематод это свободноживущая фаза, обеспечивающая заражение 1-го промежуточного хозяина — моллюска. Момент заражения знаменует собой переход к следующей фазе — паразитической, собственно и обозначаемой в литературе как «материнская спороциста». Развитие последней в хозяине начинается с метаморфоза, имеющего отчетливо выраженный регрессивный характер. Последующее развитие во многом определяется особенностями биологии спороцист конкретных видов сосальщиков и в первую очередь присущей им спецификой реализации генеративной функции.

Эмбрио- и морфогенез мирацидиев до сих пор практически не исследованы. В литературе есть немногочисленные данные лишь о самых ранних этапах дробления (Добровольский и др., 1983). О времени и особенностях закладки герминального зачатка личинки мы ничего не знаем.

«Зрелые» мирацидии в целом изучены несколько лучше, хотя имеющиеся на сегодняшний день сведения еще очень далеки от исчерпывающей полноты. Фактически лишь личинки трех видов (*Fasciola hepatica*, *Philophthalmus rhionica* и *Schistosoma mansoni*) более или менее детально исследованы с помощью методов электронной микроскопии. Этого явно недостаточно, тем более что и в этих описаниях имеется немало пробелов и противоречий.

Паразитическая фаза материнской спороцисты изучена очень слабо. Данные о тонком строении этих паразитов полностью отсутствуют. Для многих групп трематод материнские спороцисты вообще не описаны. Все это чрезвычайно затрудняет любые попытки анализа и морфологической, и биологической эволюции партенит, сопровождавшей становление такого сложного биологического явления, каким является жизненный цикл современных трематод.

Этот факт должен вызывать особое сожаление, ибо, согласно мнению большинства исследователей, пытавшихся с той или иной степенью детализации реконструировать ранние этапы эволюции сосальщиков, материнское поколение партенит трематод является наиболее древним (Гинецинская, 1968; Pearson, 1972; Gibson, 1987, и др.) и представляет собой своеобразный «осколок» тех первых протрематод, которые еще в палеозое начинали осваивать моллюсков как древнейших животных-хозяев.

Уже одно это обстоятельство придает изучению материнских спороцист исключительно важное значение. Особое внимание в таких исследованиях, на наш взгляд, должно быть уделено проблеме размножения материнских спороцист и особенностям их метаморфоза и развития в моллюске-хозяине. К сожалению, основным источником наших знаний в этой области до сих пор остается серия работ Корта и его учеников (Cort, Oliver, 1943; Cort, 1944; Cort, Ameel, 1944; Ameel e. a., 1949; Cort e. a., 1949, 1950, 1954, и др.), охвативших своими исследованиями наиболее широкий круг таксонов сосальщиков. Позднее появились аналогичные работы, посвященные развитию и размножению материнских спороцист отдельных представителей ехиностоматид, плагиорхиид и стригеидид (Schell, 1961, 1962а, 1962б, 1965; Dönges, 1964; Dobrovolskij, 1965; Добровольский, 1975; Добровольский, Мухамедов, 1979; Добровольский и др., 1983; Галактионов, 1993; Атаев, лич. сообщ., и др.). Несмотря на это, общая картина и по сей день остается крайне фрагментарной, изобилующей весьма серьезными пробелами. В первую очередь это выражается в полном отсутствии каких-либо сведений о строении и размножении материнских спороцист представителей ряда важных в филогенетическом отношении таксонов.

Тем не менее анализ имеющихся в литературе данных и результатов наших собственных исследований позволил выявить ряд тенденций и закономерностей, позволяющих по-новому взглянуть на проблему эволюционного становления сосальщиков. Прежде всего это касается возрастной динамики размножения особей материнского поколения партенит, представляющих разные таксоны трематод.

Размножение партенит трематод большинство исследователей в настоящее время связывают с функционированием особых образований, описанных у спороцист и редий самых разных видов, — герминальных масс (germinal mass), впервые обнаруженных Кортом (Cort, 1944; Cort e. a., 1954). Позднее не только была подтверждена реальность существования этих структур, но и внесены серьезные корректировки в наши представления об особенностях их строения, в том числе и тонкого, и функционирования (Добровольский, Райхель, 1973; Герасев, Добровольский, 1977, Галактионов, 1993; Галактионов, Добровольский, 1998). На достаточно большом материале было показано, что герминальная масса в подавляющем большинстве случаев представляет собой мультифункциональный орган, совмещающий функции гонады (яичника) и своеобразной выводковой камеры, в которой протекают ранние этапы развития эмбрионов особей следующего поколения.

Обычно в герминальной массе имеется центр пролиферации недифференцированных клеток, которые дают начало двум линиям дифференцировки: структурным клеткам, постепенно преобразующимся в так называемые «звездчатые клетки», тонкие пластинчатые отростки которых пронизывают всю толщу этого органа и обеспечивают его морфологическую целостность, и клеткам половой линии. Последние в дальнейшем превращаются в «зрелые» крупные ооциты I порядка, т. е. в «генеративные клетки». Следует подчеркнуть, что морфологически и функционально эта картина полностью соответствует тому, что имеет место в функционирующем яичнике мариты (Мухамедов, 1981). Кроме того, как уже упоминалось выше, в зрелой герминальной массе практически всегда имеется то или иное количество эмбрионов, которые остаются в ее составе вплоть до формирования на их поверхности «зародышевой мембраны» (Герасев, Добровольский, 1977; Добровольский и др., 1983). Это позволило нам в свое время выделить в герминальных массах партенит три морфофункциональные зоны: I — зона пролиферации, II — зона созревания генеративных клеток и III — зона дробления. У флотирующих герминальных масс эти зоны чаще всего располагаются концентрически, одна над другой. Прикрепленные герминальные массы в основном отчетливо гетерополярны — в точке прикрепления располагается зона пролиферации, а на свободном конце — зона дробления.

Исходя из этих представлений ниже мы попытаемся проанализировать особенности организации герминального материала мирацидиев и проследить его судьбу в зрелых материнских спороцистах.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют разделить всех изученных в этом отношении трематод на три биологические группы. К первой относятся виды, у которых на паразитической фазе развития материнской спороцисты полностью отсутствует пролиферация первичных генеративных клеток (недифференцированных клеток) и увеличения числа зародышей не происходит. Вторую группу составляют виды, материнские спороцисты которых после перехода к паразитизму приобретают способность к увеличению числа генеративных клеток за счет пролиферации недифференцированных клеточных элементов. Этот процесс, однако, протекает очень слабо, так что плодовитость материнских спороцист оказывается весьма незначительной. И наконец, к третьей группе относятся все виды, у которых пролиферация первичных генеративных клеток осуществляется на протяжении всего периода существования спороцисты в моллюске. Количество отрождаемых особей следующего поколения при этом резко увеличивается.

К первой группе прежде всего следует отнести виды с так называемыми педогенетическими личинками. В систематическом отношении это весьма сборная группировка, объединяющая представителей ряда далеко отстоящих друг от друга семейств: Philophthalmidae, Parorchidae, Cyclocoelidae, Echinostomatidae, Allocreadiidae и др. (Rees, 1939; Prevot, 1971; Pearson, 1972; Madhavi, 1976; Тихомиров, 1980, и др.). У этих трематод герминальный материал закладывается на каких-то ранних этапах морфогенеза мирацидия. В настоящее время отсутствуют какие-либо данные о том, сколько генеративных клеток при этом начинает дифференцироваться: одна или несколько. Однако несомненно, что окончательно созревает только одна. Она приступает к дроблению очень рано — еще в период развития самой личинки. Завершение морфогенеза мирацидия совпадает по времени с завершением морфогенеза молодой особи следующего поколения. Говорить о паразитической фазе развития материнской спороцисты в этом случае не приходится, так как она полностью выпадает из жизненного цикла. К паразитированию в моллюске переходит единственная особь, содержавшаяся в мирацидии. Она и становится особью-основательницей группировки партенит в 1-м промежуточном хозяине.

Значительно большей генеративной активностью обладают остальные представители первой группы, однако и у них период пролиферации первичных генеративных клеток ограничен временем развития мирацидия. Наиболее полно динамика размножения особей материнского поколения партенит изучена у *Fasciola hepatica* (сем. Fasciolidae). Пролиферация и последующая дифференцировка генеративных клеток осуществляются во время развития мирацидия. Часть «зрелых» генеративных клеток в этот же период приступает к дроблению и дает начало нескольким зародышам. Это приводит к тому, что у полностью сформированной личинки герминальные элементы (половой зачаток) представлен несколькими зрелыми или почти зрелыми генеративными клетками и 3—5 эмбрионами, находящимися на разных стадиях дробления. Весь этот комплекс по сути дела очень напоминает настоящую герминальную массу, в которой, однако, полностью отсутствует зона пролиферации.

Такой состав герминальных элементов личинки предопределяет и характер последующих событий после ее проникновения в моллюска-хозяина и завершения в последнем метаморфоза. Молодая материнская спороциста лишь незначительно увеличивается в размерах. В ней формируется хорошо выраженный шизоцель — зародышевая полость, в которой протекает развитие уже имеющихся эмбрионов и окончательно «созревших» генеративных клеток.

Судьба эмбрионов особей следующего поколения у *F. hepatica*, по-видимому, может быть различной. По данным одних авторов, значительная часть эмбрионов, если не все, благополучно завершает свое развитие и дает начало следующему поколению партенит — материнским редиям (Скрябин, 1948; Mattes, 1949). По мнению других исследователей (Czapski, 1978, и др.), все зрелые генеративные клетки и эмбрионы, унаследованные материнской спороцистой от мирацидия, за исключением самого крупного, подвергаются резорбции. Результатом становится то, что материнская спороциста отрождает всего одну особь следующего поколения.

В любом случае на паразитической фазе развития материнской спороцисты новые генеративные клетки не образуются. Паразитирующий в моллюске-хозяине организм фактически выполняет функции выводковой камеры, в которой происходит дозревание одного (или нескольких?) зародышей, вплоть до момента, когда они приобретают способность к самостоятельному существованию в хозяине.

Очень сходные организация герминального материала и динамика размножения материнских спороцист присущи и ряду других трематод, относящихся к разным семействам: Paramphistomatidae, Transversotrematidae, Gastrothilacidae, Paragonimidae, Allocreadiidae, Clinostomatidae (Cort e. a., 1950; Dinnik, Dinnik, 1960; Dinnik, 1961; Peters, La Bonte, 1965; Cannon, 1971; Madhavi, 1976, 1980; Cribb, 1988, и др.). Причем в одних случаях в материнских спороцистах развивается ограниченное число зародышей, в среднем около 10—12, реже до 15—20 (сем. Gastrothilacidae, Paramphistomatidae и др.), у других — особи материнского поколения сохраняют только одну редию (сем. Transversotrematidae, Paragonimidae, Clinostomatidae). Судить об облигатности феномена резорбции значительной части зародышей, его генетической детерминированности в настоящее время, по-видимому, не представляется возможным. В большинстве случаев речь идет об отдельных видах, и сами эти наблюдения, по сути дела, единичны. Не исключено, если принимать во внимание противоречивость данных о судьбе зародышей в материнских спороцистах *Fasciola hepatica*, что, хотя бы у части перечисленных выше сосальщиков, число способных завершить свое развитие в материнской спороцисте эмбрионов следующей генерации непосредственно определяется условиями, складывающимися в конкретной системе паразит—хозяин.

Ко второй группе, как уже говорилось выше, относятся трематоды, у которых пролиферация герминальных элементов продолжается и после перехода материнских спороцист к паразитизму, правда, активность размножения первичных генеративных клеток очень низка. В эту группу в настоящее время мы с уверенностью можем включить только сем. Echinostomatidae s. l. В состав герминальных элементов мирацидиев эхиностоматид наряду со зрелыми и созревающими генеративными клетками и эмбрионами, как это имеет место у *Echinostoma paraensei*, обязательно входят недифференцированные клетки. По своей структуре весь комплекс герминальных элементов личинки полностью соответствует классической герминальной массе. Результатом этого становится то, что в молодой материнской спороцисте после завершения метаморфоза возобновляется пролиферация недифференцированных клеток, дающих начало новым генеративным клеткам. Из последних развиваются эмбрионы. Этот процесс продолжается некоторое время, так что количество зародышей, формирующихся в спороцисте, оказывается почти вдвое большим, чем было генеративных клеток и эмбрионов в личинке.

На протяжении всей жизни материнской спороцисты в моллюске в ней сохраняется достаточно типичная герминальная масса, в которой все это время продолжает функционировать зона пролиферации. Тем не менее далеко не все вновь образовавшиеся генеративные клетки и самые молодые эмбрионы могут завершить свое развитие. Гибель материнской спороцисты происходит раньше, чем исчерпывается ее генеративный потенциал.

У близкого вида *E. caproni* динамика размножения материнской спороцисты оказывается очень сходной. Различие заключается лишь в том, что в составе герминального материала мирацидия нам пока не удалось обнаружить эмбрионы. Последние появляются только в особях, перешедших к паразитизму и завершивших метаморфоз.

В третью группу мы объединяем виды, у которых генеративная функция материнской спороцисты почти целиком реализуется на паразитической фазе. Правда, у представителей разных таксонов трематод при этом наблюдаются существенные различия в составе и структуре герминального материала личинок. Мы не претендуем на полноту приводимого ниже анализа, так как источником информации часто могут служить не описания мирацидиев, встречающиеся в отдельных работах, а сопровождающие их рисунки. В дальнейшем несомненно потребуются серьезные уточнения и детализация, но тем не менее имеющиеся в нашем распоряжении и собственные, и литературные данные позволяют выделить два основных типа организации герминального материала мирацидиев этой группы.

Мирацидии *Heronimus mollis* стоят несколько особняком от личинок других таксонов (Crandall, 1960). Они обладают крупной герминальной массой, в составе которой хорошо выражены все три зоны: пролиферации, созревания и дробления генеративных клеток. В этом отношении они напоминают мирацидиев *Echinostoma paraensei*, но отличаются от последних, во-первых, тем, что число всех элементов в составе герминальной массы мирацидия *H. mollis*, судя по рисункам Крандэлла, значительно больше, чем у *E. paraensei*, а во-вторых, все это образование лежит в хорошо выраженной зародышевой полости, а не окружено плотно прилегающими клетками тканей личинки. В этом отношении личинки *H. mollis* по своей организации больше напоминают развивающуюся в моллюске паразитическую фазу. Герминальная масса прикреплена к поверхности этой полости. Такое положение она сохраняет и после завершения метаморфоза в моллюске-хозяине.

В герминальной массе спороцисты, развивающейся в моллюске, продолжается интенсивная пролиферация первичных генеративных клеток, а освобождающиеся из ее состава эмбрионы поступают в шизоцель, где и завершается их развитие.

Герминальные элементы мирацидиев представителей отрядов Strigeidida (сем. Cyathocotylidae, Strigeidae, Diplostomatidae) и Schistosomatida (сем. Schistosomatidae, Spirorchidae), судя по многочисленным описаниям и главным образом рисункам (см. обзор: Галактионов, Добровольский, 1998), представлены достаточно многочисленными слабо дифференцированными генеративными и недифференцированными клетками. По-видимому, эмбрионы у личинок представителей этих таксонов вообще отсутствуют, да и типичные зрелые генеративные клетки — большая редкость. На рисунках чаще всего изображены относительно мелкие клетки с небольшими ядрами, содержащими много гетерохроматина и почти всегда лишенными четко оформленного ядрышка (Dönges, 1964; Pan, 1980, и др.). Кроме того, при анализе литературных данных необходимо учитывать и то обстоятельство, что зрелые генеративные клетки на светооптическом уровне можно легко спутать с крупными секреторными клетками, которые, скорее всего, являются цитонами зачаточного тегумента материнской спороцисты. Они так же, как и зрелые генеративные клетки, обладают крупными пузырьковидными ядрами с хорошо выраженным ядрышком. Отличия заключаются в бóльшем объеме цитоплазмы, которая на гистологических срезах не окрашивается гематоксилинами и остается оптически прозрачной. На самых первых этапах работы с мирацидиями эхиностоматид мы с большим трудом дифференцировали зрелые генеративные и секреторные клетки. Лишь после детального сопоставления светооптических и электронно-микроскопических данных идентификация этих двух типов клеток перестала вызывать затруднения. Сказанное заставляет нас думать, что в некоторых более ранних работах в качестве генеративных клеток мирацидиев могли быть описаны и различные типы секреторных элементов.

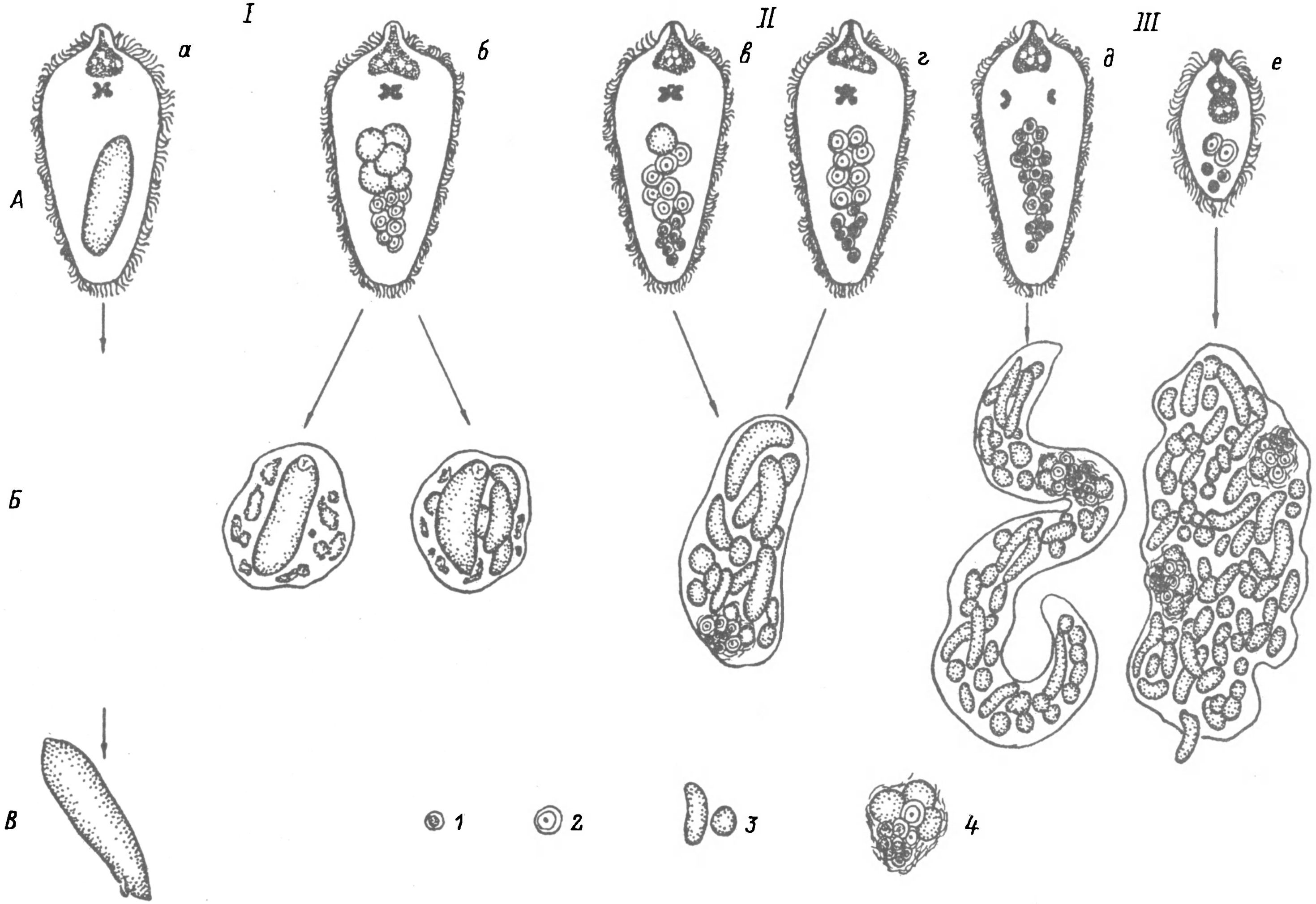
Возвращаясь к динамике размножения материнских спороцист стригеидид и шистозоматид, следует сразу же подчеркнуть, что основные события, связанные с реализацией их генеративной функции, начинаются только после проникновения личинки в моллюска и завершения метаморфоза. Формирование шизоцеля и интенсивный рост паразита сопровождаются активной пролиферацией недифференцированных клеток, дозреванием уже имевшихся у личинки и началом дробления первых созревших клеток. При этом формируется сначала одна, а позднее и несколько крупных герминальных масс, чаще всего свободно флотирующих в зародышевой полости. Последняя у растущего паразита быстро заполняется разновозрастными эмбрионами, количество которых (от нескольких десятков до нескольких сотен) совершенно несопоставимо с количеством зародышевых клеток, находившихся в теле мирацидия. Учитывая, что материнские спороцисты большинства стригеидид и шистозоматид живут достаточно долго и все это время продуцируют зародышей следующего поколения, их плодовитость оказывается очень высокой.

Очень похожей динамикой размножения материнских спороцист обладают представители отряда Plagiorchiida. Правда, исходное состояние герминального материала их мирацидиев совершенно иное. Это обусловлено сильной ювенилизацией и миниатюризацией мирацидиев, утративших способность к активному плаванию в толще воды и претерпевших сильное вторичное упрощение (Добровольский и др., 1983; Галактионов, Добровольский, 1998). Герминальный материал личинок представлен 1—2 зрелыми генеративными клетками и 2—4 недифференцированными клетками. У личинок некоторых видов вообще присутствуют только недифференцированные клетки (Добровольский и др., 1983). Таким образом, практически вся пролиферация генеративных элементов смещается на паразитическую фазу развития материнской спороцисты.

После попадания в организм моллюска-хозяина и достижения места окончательного поселения молодые спороцисты быстро растут. Первые 1—2 генеративные клетки, если они имелись у личинки, приступают к дроблению, а недифференцированные клетки интенсивно делятся. Часть вновь образующихся при этом клеток вступает на путь «половой» дифференцировки, а часть сохраняет функции первичных гониев, способных к размножению.

Динамика этого процесса несколько различается у разных представителей плагиорхиид. У видов, у которых акт отрождения особей следующего поколения ведет к гибели материнского организма, период интенсивной пролиферации недифференцированных клеток ограничен во времени. По завершении этого периода вновь образовавшиеся клетки практически синхронно приступают к дифференцировке, а позднее зрелые генеративные клетки столь же синхронно начинают дробиться, давая начало многочисленным и фактически одновозрастным зародышам. Количество последних в одной материнской спороцисте может достигать нескольких сотен.

В то же время виды, у которых отрождение особей дочернего поколения не ведет к гибели материнского организма, имеют очень растянутый срок пролиферации первичных генеративных клеток. В зрелых материнских спороцистах всегда одновременно присутствуют как недифференцированные делящиеся клетки, так и многочисленные созревающие и зрелые генеративные клетки и разновозрастные эмбрионы. Пространственная организация этого разнообразного герминального материала может быть весьма различной. У одних видов (*Haplometra cylinoracea*) материнские спороцисты обладают многочисленными, но очень мелкими центрами пролиферации, которые более или менее равномерно распределяются по внутренней поверхности


I
II
III
а
б
в
г
д
е
А
Б
В
1
2
3
4

стенки тела. В этом случае типичные герминальные массы не образуются. Генеративные клетки, находящиеся на разных стадиях созревания, и многочисленные разновозрастные зародыши распределяются по лакунам и ячеям шизоцеля, пронизанного сетью пластинчатых отростков «звездчатых клеток». Наряду с этим есть виды, материнские спороцисты которых обладают настоящими крупными герминальными массами, способными функционировать длительное время (подробнее см.: Добровольский и др., 1983; Галактионов, Добровольский, 1998).

Отмеченные выше различия, с точки зрения анализируемой нами проблемы, непринципиальны. Их можно рассматривать как адаптации, обеспечивающие стабильность существования конкретных паразито-хозяинных систем (Добровольский, 1975; Добровольский и др., 1983). Для нас важно лишь то, что объединяет все перечисленные выше да и многие другие подобные варианты, а именно: практически полный перенос всех этапов реализации генеративной функции, начиная с пролиферации первичных генеративных клеток и кончая «подращиванием» эмбрионов, на паразитическую фазу развития материнской спороцисты.

Очень сходно осуществляется размножение материнских спороцист гетерофиид (отряд Heterophyida). Мирацидии этих трематод по своему строению очень близки к личинкам плагиорхиид. Наряду с недифференцированными клетками они содержат лишь 1—2 зрелые генеративные клетки. В материнских спороцистах формируются свыше 3—4 десятков редий.

Приведенные выше примеры, количество которых можно было бы еще увеличить, отчетливо иллюстрируют, на наш взгляд, совершенно определенную закономерность (см. рисунок). У представителей наиболее архаичных и древних семейств реализация генеративной функции особями первого партеногенетического поколения (собственно размножение в виде продукции зрелых генеративных клеток — партеногенетических яиц) целиком завершается на фазе мирацидия. Паразитическая фаза развития материнской спороцисты выполняет лишь функции выводковой камеры, в которой осуществляется развитие зародышей.

У материнских спороцист эхиностоматид, обширной и несомненно более прогрессивной группы, имеет место частичный перенос периода размножения на паразитическую фазу. Еще дальше этот процесс заходит у наиболее специализированных «высших» трематод: стригеидид, шистозоматид, плагиорхиид и др. Личинки представителей этих групп фактически обладают лишь «половыми зачатками» либо в виде герминальных масс, в которых зачастую отсутствуют не только зона дробления, но и «зрелые» генеративные клетки, либо в виде рыхлых скоплений недифференцированных клеток. Собственно размножение у них полностью приурочено к паразитической фазе развития. Биологически это вполне оправдано, ибо паразиты получают возможность наиболее полно и эффективно использовать энергетический потенциал хозяина и соответственно резко увеличить свою плодовитость. Следует подчеркнуть, что подобный «перенос» генеративной функции с одной фазы (мирацидия) на другую (паразитирующая материнская спороциста) совершался у трематод несколько раз совершенно независимо в разных эволюционных ветвях (отряд Strigeidida, Plagiorchiida и др.), филогенетически непосредственно не связанных друг с другом.

Все сказанное выше заставляет по-новому взглянуть на природу личинок трематод — мирацидиев. В строгом смысле слова, они личинками не являются, во всяком случае у примитивных сосальщиков, ибо представляют собой генеративно зрелые

Возрастная динамика размножения материнских спороцист трематод (схема).

I — первая, *II* — вторая, *III* — третья группы; *А* — мирацидии, *Б* — зрелые материнские спороцисты, *В* — второе партеногенетическое поколение; *а* — *Philophthalmus rhionica* (сем. Philophthalmidae), *б* — *Fasciola hepatica* (сем. Fasciolidae), *в* — *Echinostoma paraensei*, *г* — *E. caproni* (сем. Echinostomatidae), *д* — отряд Strigeidida, *е* — отряд Plagiorchiida; *1* — недифференцированные (первичные генеративные) клетки, *2* — «зрелые» генеративные клетки, *3* — зародыши второго партеногенетического поколения, *4* — герминальная масса.

Dynamics of the mother sporocyst development in trematodes (scheme).

организмы, фактически завершившие первый и главный этап размножения — формирование генеративных клеток (партеногенетических яиц). Они лишь выполняют личиночные функции, обеспечивая расселение паразитов и заражение новых животных-хозяев.

«Истинными» личинками мирацидии становятся только у «высших» трематод, у которых произошло смещение периода реализации генеративной функции на паразитическую фазу материнской спороцисты. При этом мирацидии действительно превращаются в ювенильных (неполовозрелых) особей, в лучшем случае обладающих лишь зачатками герминальных элементов.

Распределение примитивных и эволюционно продвинутых трематод по выделенным выше группам, на наш взгляд, не является случайным, а отражает реальные события, происходившие на ранних этапах становления жизненных циклов сосальщиков. Большинство исследователей, принимающих первичность моллюсков как хозяев древних протрематод, постулируют в качестве первого шага на пути становления этой группы возникновение симбиотических (скорее всего, комменсальных) отношений между личинками предковых форм сосальщиков и древними моллюсками (Гинецинская, 1968; Pearson, 1972, и др.). Все также сходятся на том, что этими предковыми формами, скорее всего, были какие-то прямокишечные турбеллярии. При этом, однако, упускается из виду одно важное обстоятельство — у подавляющего большинства турбеллярий, в том числе и у представителей тех групп, которые могут претендовать на роль предков трематод, в онтогенезе личиночные стадии отсутствуют. Сказанное заставляет предположить, что и у предковых форм сосальщиков никаких личинок не существовало.

Учитывая генеративную «зрелость» мирацидиев примитивных трематод, можно высказать и второе предположение: к симбиотическим отношениям с моллюсками переходили не ювенильные (неполовозрелые) стадии, а вполне зрелые особи с развитой и, скорее всего, уже функционирующей половой системой. Комменсальный характер отношений, невозможность в полной мере использовать энергетический потенциал хозяина ограничивали возможность генеративной функции филогенетически молодых симбионтов. Только переход к настоящему паразитизму, сопровождавшийся становлением гетерогонии, обеспечил возможность трансформации предковых турбеллярий в «материнские спороцисты», утратившие гермафродитную половую систему и перешедшие к размножению путем партеногенеза и к живорождению. Последнему несомненно способствовало совершенствование паразито-хозяинных отношений, что открывало доступ к энергетическим ресурсам хозяина.

На начальных этапах этого процесса созревание генеративных клеток (партеногенетических яиц) происходило еще на свободноживущей стадии онтогенеза, а в перешедших к паразитическому существованию особях осуществлялись лишь ранние этапы онтогенеза зародышей следующего поколения. Позднее интенсификация метаболических взаимодействий хозяина и паразитов позволила последним перенести период размножения на паразитическую фазу и тем самым обеспечить значительное увеличение плодовитости.

Таким образом, можно предположить, что по крайней мере у архаичных трематод относительно крупные сложноорганизованные мирацидии, фактически завершившие свое размножение, в какой-то степени рекапитулируют морфобиологические особенности предковых форм. Появление массивных, часто приобретающих признаки модульной организации материнских спороцист у «высших» трематод можно рассматривать, скорее всего, как результат анаболии.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 98-04-49706 и «Университеты России» 7.2.3. № 2.3.3.3 (62).

Список литературы

Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты, 1993. 190 с.

Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 402 с.

Герасев П. И., Добровольский А. А. Развитие гермафродитного поколения Astiotrema trituri (Trematoda, Plagiorchiidae) // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1977. № 27. С. 89—111.

Гинецинская Т. А. Трематоды — их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., 1968. 411 с.

(Добровольский А. А.) Dobrovolskij A. A. Über die Eincheitlichkeit des Bauplanes von Mirazidien der Überfamilie Plagiorchioidea // Angew. Parasitol. 1965. Bd 6. S. 157—165.

Добровольский А. А. Некоторые закономерности эволюции материнских спороцист трематод подотряда Plagiorchiata // Экология и экспериментальная паразитология. Вып. 1. Л., 1975. С. 96—108.

Добровольский А. А., Мухамедов Г. К. Некоторые особенности размножения материнских спороцист Xiphidiocercaria sp. 7 Odening (Trematoda, Plagiorchiata) // Экология и экспериментальная паразитология. Вып. 2. Л., 1979. С. 42—47.

Добровольский А. А., Райхель А. С. Жизненный цикл Haplometra cylindracea Zeder, 1800 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Вестн. ЛГУ. 1973. № 3. С. 5—13.

Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Синха Б. К., Тихомиров И. А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1983. Т. 82, вып. 4. С. 1—108.

Мухамедов Г. К. Особенности развития и размножения партеногенетических поколений некоторых видов трематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

Скрябин К. И. Надсемейство Fascioloidea Stiles et Goldberger, 1910 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. 1948. Т. 2. С. 7—336.

Тихомиров И. А. Жизненный цикл Philophthalmus rhionica sp. nov. (Trematoda, Philophthalmidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 20 с.

Ameel D. J., Cort W. W., Van der Woude A. Germinal development in the mother sporocyst and rediae of Halipegus eccentricus Thomas // J. Parasitol. 1949. Vol. 35. P. 569—578.

Cannon L. R. The life cycles of Bunodera sacculata and B. luciopercae (Trematoda: Allocreadiidae) in Algonquin Park, Ontario // Canad. J. Zool. 1971. Vol. 49. P. 1417—1429.

Cort W. W. The germ cell cycle in the digenetic trematodes // Quart. Rev. Biol. 1944. Vol. 19. P. 275—284.

Cort W. W., Ameel D. J. Further studies on the development of sporocyst stages of plagicrchiid trematodes // J. Parasitol. 1944. Vol. 30. P. 37—56.

Cort W. W., Ameel D. J., Van der Woude A. Germinal masses in redia embryos of an echinostome and a psilostome // J. Parasitol. 1949. Vol. 35. P. 579—582.

Cort W. W., Ameel D. J., Van der Woude A. Germinal material in the rediae of Clinostomum marginatum (Rud.) // J. Parasitol. 1950. Vol. 36. P. 157—163.

Cort W. W., Ameel D. J., Van der Woude A. Germinal development in the sporocysts and rediae of the digenetic trematodes // Exp. Parasitol. 1954. Vol. 3, N 2. P. 185—225.

Cort W. W., Oliver L. The development of the larval stages of Plagiorchis muris Tanabe, 1922 in the first intermediate host // J. Parasitol. 1943. Vol. 29. P. 81—99.

Crandall R. B. The life history and affinities of the turtle lung fluke, Heronimus chelydrae MacCallum, 1902 // J. Parasitol. 1960. Vol. 46. P. 289—307.

Cribb T. H. Life cycle and biology of Prototransversotrema steeri Angel, 1969 (Digenea: Transversotrematidae) // Austral. J. Zool. 1988. Vol. 36. P. 111—129.

Czapski Z. New observation on the life cycle of Fasciola hepatica L. in Galba truncatula o F. Muller, Galba occulata Jack. and Galba turricola Held. // IV Intern. Congr. Parasitol. Short. Commun. Warszawa, 1978. Sect. A. P. 10.

Dinnik J. A. Paramphistomum phillerouxi sp. nov. (Trematoda: Paramphistomatidae) and its development in Bulinus forskalii // J. Helminthol. 1961. Vol. 35. P. 69—90.

Dinnik J. A., Dinnik N. N. Dedelopment of Carmyerius exoporus Mapleston (Trematoda: Gastrothylacidae in a snail host // Parasilotogy. 1960. Vol. 50. P. 469—480.

Donges J. Der Lebenszyklus von Posthodiplostomum cuticola (v. Nordmann, 1832) Dubois, 1936 (Trematoda, Diplostomatidae) // Z. Parasitenk. 1964. Bd 24. S. 169—248.

Gibson D. I. Questions in digenean systematics and evolution // Parasitology. 1987. Vol. 95. P. 429—460.

Madhavi R. Miracidium of Allocreadium fasciatusi Kakaji, 1969 (Trematoda: Allocreadiidae) // J. Parasitol. 1976. Vol. 62. P. 410—412.

Madhavi R. Life history of Allocreadium handiai Pande, 1937 (Trematoda: Allocreadiidae) from the frschwater fish Channa punctata Bloch // Z. Parasitenk. 1980. Bd 63. S. 89—97.

Mattes O. Wirtsfindung, Invasionsvorgang und Wirtspecifitat beim Fasciola-miracidium // Z. Parasitenk. 1949. Bd 14. S. 320—363.

Pan S. C. The fine structure of the miracidium of Schistosoma mansoni // J. Invertebr. Pathol. 1980. Vol. 36. P. 307—372.

Pearson J. C. A phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea // Adv. Parasitol. 1972. Vol. 10. P. 153—189.

Peters L. E., La Bonte R. P. Comparative morphology of four species of allocreadiid miracidia (Trematoda) // J. Parasitol. 1965. Vol. 51. P. 583—586.

Prevot G. Cycle evolutif d'Aporchis massilliensis Timon-David, 1955 (Digenea, Echinostomatidae), parasite du goeland Larus argentatus michellis Naumann // Bull. Soc. Zool. France. 1971. T. 96. P. 197—208.

Rees F. G. Studies on the germ cell cycle of the digenetic trematode Parorchis acanthus Nicoll. P. I // Parasitology. 1939. Vol. 31. P. 417—433.

Schell S. C. Development of mother and daughter sporocysts of Haplometra intestinalis Lucker, a plagiorchioid trematode of frogs // J. Parasitol. 1961. Vol. 47, N 3. P. 493—500.

Schell S. C. Development of the sporocyst generations of Glypthelmins quieta (Stafford, 1900) (Thematoda, Plagiorchioidea), a parasite of frogs // J. Parasitol. 1962a. Vol. 48, N 3. P. 387—394.

Schell S. C. The life history of Telorchis bonnerensis Waitz (Trematoda: Reniferidae), a parasite of long-tailed salamander Ambystoma macrodactylum Baird // Trans. Amer. Micr. Soc. 1962b. Vol. 81, N 2. P. 137—146.

Schell S. C. The life history of Haematoloechus bbreviplexus Stafford, 1902 (Trematoda: Haplometridae McMullen, 1937) with emphasis on the development of the sporocysts // J. Parasitol. 1965. Vol. 51, N 4. P. 587—593.

СПбГУ, ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.08.1999

PECULIARITIES OF THE GENERATIVE MATERIAL ORGANIZATION AND PROLIFERATION DYNAMICS OF MOTHER SPOROCYST TREMATODES

A. A. Dobrovolskij, K. V. Galaktionov, G. L. Ataev

Key words: trematodes, parthenogenetic generarion, mother sporocysts, miracidium, prolifiration.

SUMMARY

Analysis of miracidiae germinal material organization and proliferation dynamics of mother sporocysts enabled us to divide them into three well-defined groups. The first one includes species whose miracidia possess only defferentiated (mature) generative cells and embryos of earlier stages of cleavege. In this case during parasite phase of development of maternal sporocysts the generative function is not performed. To the first group therefore trematode species with pedogenetic larvae could be attributed also.

The next group embraces species whose miracidia as well as mature generated cells have some undifferentiated cells; thus the parasitic phase of mother sporocyst development acquires restricted proliferative capasity.

The third group consists of species with higher trematodes dominating. They perform generative function exclusivly at parasitic phase of mother sporocyst development.

Representatives of more archaic and ancient species are the bases of the first two groups on the contrary. Such type of distribution can not occur occasionally and apparently reflects first steps of emergenes of parthenogenetic generations of trematodes.